

Landessammlungen für Naturkunde, Karlsruhe, B. R. Deutschland
Zoologische Abteilung

Verwertung von Kohlenhydraten bei *Oniscus asellus* (Isopoda) und *Polydesmus angustus* (Diplopoda)

LUDWIG BECK und BERND FRIEBE

Mit 5 Abbildungen

(Angenommen: 01. 10. 79)

1. Einleitung

Bei den meisten Arbeiten über den qualitativen und quantitativen Anteil einzelner Tiergruppen und Arten am Abbau des pflanzlichen Bestandesabfalls blieb die Verwertung der aufgenommenen Nahrung ungeklärt. Mit Hilfe von Wägungen der Nahrung und ihrer Umsetzungsprodukte lassen sich zwar Indices für Verdaulichkeit und Verwertbarkeit auch für Bodentiere errechnen (BECK & BRESTOWSKY 1980), doch geben diese keine Auskunft über die Art der Nahrungsverwertung. Eine der Möglichkeiten zur Klärung dieser Frage ist die Untersuchung der Enzymausstattung des Darmtrakts der Tiere. Im Rahmen des Abbaus von Fallaub sind die Carbohydrasen von besonderem Interesse; denn allein Cellulose und Hemicellulosen machen als die wesentlichen Gerüstsubstanzen bei einem frisch gefallenem Buchenblatt 50–55 % des aschefreien Trockengewichts aus (WITTICH 1943).

NIELSEN (1962) hat in einer ausführlichen Arbeit mit dünnenschichtchromatographischer Methode die Carbohydrasen-Ausstattung von 34 bodenlebenden Evertrebraten untersucht. ZINKLER (1969, 1971, 1972) bestimmte nach einer von WENZL (1969) erarbeiteten photometrischen Methode das Carbohydrasen-Spektrum von Oribatiden und Collembolen. Diese Methode erlaubt auch eine Abschätzung des Anteils bzw. der relativen Wirksamkeit der einzelnen Enzyme. Im Rahmen von Untersuchungen über die Rolle von Bodenarthropoden beim Abbau des Fallaubs in einem Buchenwald haben wir die Carbohydrasen-Ausstattung zweier wichtiger Vertreter der Makrofauna mit dieser Methode überprüft.

2. Material und Methoden

Für die Versuche wurden adulte Exemplare von *Oniscus asellus* L. [Isopoda] und *Polydesmus angustus* (LATZEL) [Diplopoda] verwendet. Die Tiere stammten aus einem über 100jährigen sauren Buchenwald des Kalwes auf dem Gelände der Ruhr-Universität Bochum. Bis zur Verwendung wurden sie im Labor auf dem Substrat des Sammelortes gehalten.

Zur Herstellung von Enzymextrakten wurden Därme der Tiere frei präpariert, von anhängendem Gewebe befreit und in 500 µl 0,6%iger Kochsalzlösung im Mörser homogenisiert. Nach Abzentrifugieren der groben Partikel konnte der Überstand je nach Bedarf mit Kochsalzlösung weiter verdünnt werden. In Vorversuchen wurde festgestellt, daß eine Verdünnung des Darmtraktomogenats mit physiologischer Kochsalzlösung im Verhältnis 1:1 für quantitative Untersuchung noch geeignet ist. Lediglich für die Maltose mußte wegen der erheblichen Spaltungsaktivität bei *Polydesmus* die Verdünnung bis auf 1:7 herabgesetzt werden, um im Meßbereich zu bleiben.

Als Inkubationszeit für die Verdauungsansätze mit Oligosacchariden und Stärke erwies sich 1 h als ausreichend, bei den übrigen Polysacchariden wurde sie auf 10–48 h ausgedehnt. Als Standardtemperatur wurde 25 °C gewählt; bei der Untersuchung der Temperaturabhängigkeit der Spaltungsaktivität wurde der Bereich auf 5 bis 30 °C ausgedehnt. Als Substrate kamen Kohlenhydrate zur Verwendung, die nach ökologischen Gesichtspunkten und der Art der Bindung ihrer monomeren Untereinheiten ausgesucht wurden. Dies war Saccharose (1,2- α -glucosidisch), Maltose (1,4- α -glucosidisch), Cellobiose (1,4- β -glucosidisch), Trehalose (1,1- α -glucosidisch), Raffinose (1,6- α -galactosidisch, 1,2- α -glucosidisch), Lactose (1,4- β -galactosidisch) als Oligosaccharide, Stärke, Cellulose, CMC (Carboxymethylcellulose), Pektin und Xylan als Polysaccharide der pflanzlichen Zellen bzw. deren

Abbauprodukte. Für die Verdauungsansätze wurden 0,3-molare Lösungen der Oligosaccharide und 1%ige Lösungen bzw. Suspensionen der Polysaccharide mit einem Zitronensäure-Phosphat-Puffer nach McILVAIN verwendet in den pH -Stufen 4,0; 4,5; 4,8; 5,0; 5,2; 5,4; 5,6; 5,8; 6,0; 6,2; 6,6; 7,0; 8,0; in einigen Fällen mußte der Bereich um die pH -Werte 3,5; 3,0; 2,5 und 2,0 erweitert werden. War bei der Verdauung Glucose als Spaltprodukt zu erwarten, so kam zur quantitativen Feststellung der Enzymleistung eine modifizierte photometrische Mikromethode nach WENZL (1969) und ZINKLER (1969) zur Anwendung mit 2,2-Azino-di-(3-äthyl-benzthiazolinsulfonat-6) als kristallines Diammoniumsalz (ABTS) als Chromogen. Die Verdauungsleistung wird in μMol gespaltenem Substrat pro Darm und pro Stunde angegeben.

Bei Pektin und Xylan wurden die möglichen Spaltungsprodukte Galacturonsäure und Xylose qualitativ über Dünnschichtchromatographie bestimmt.

Die Versuche wurden am Lehrstuhl für Allgemeine Zoologie der Ruhr-Universität Bochum durchgeführt.

3. Ergebnisse

3.1. *Oniscus asellus*

3.1.1. pH -Abhängigkeit der Verdauung (Abb. 1)

Bei der Spaltung von Disacchariden lag das pH -Optimum für Saccharose, Maltose und Cellobiose zwischen 5 und 6. Bei Maltose und Saccharose waren die Umsätze am höchsten; mit weitem Abstand folgten Cellobiose und Trehalose, bei einem pH -Optimum von 4,8 für letztere. Lactose und Raffinose wurden nur in unbedeutenden Mengen bzw. überhaupt nicht verdaut.

3.1.2. Temperatur-Abhängigkeit der Verdauung (Abb. 2)

Die Temperatur von 25 °C eignet sich zwar sehr gut als Standardtemperatur für Laborversuche über Enzymaktivitäten, liegt aber über den Temperaturen, denen Bodentiere meist ausgesetzt sind. Allerdings können im Frühjahr vor der Belaubung der Bäume am Boden

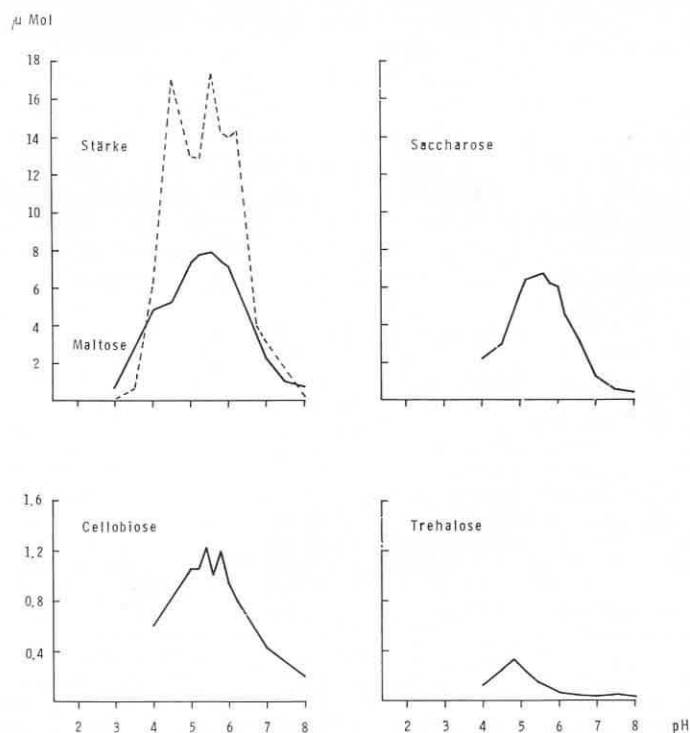


Abb. 1. Spaltung verschiedener Kohlenhydrate bei *Oniscus asellus* in Abhängigkeit vom pH -Wert. Die Umsatzleistung ist angegeben in μMol freigesetzter Glucose pro Darm und Stunde bei 25 °C. Die Kurven wurden jeweils aus 3–5 Meßreihen ermittelt.

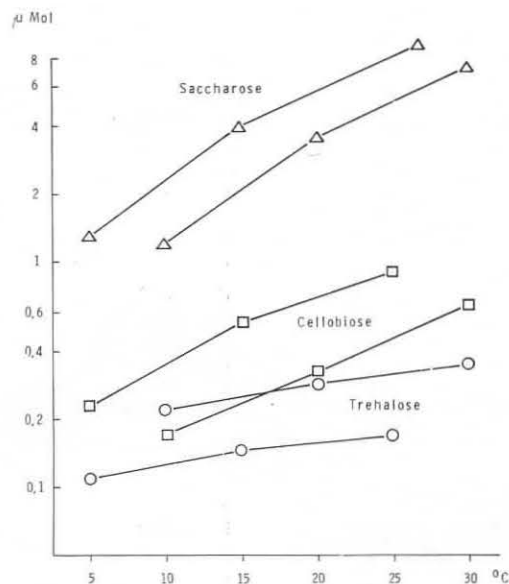


Abb. 2. Spaltung verschiedener Kohlenhydrate bei *Oniscus asellus* in Abhängigkeit von der Temperatur. Die Umsatzleistung ist angegeben in μMol freigesetzter Glucose pro Darm und Stunde bei 25 °C. Die beiden Meßreihen für jedes Kohlenhydrat wurden mit Darmextrakten verschiedener Tiere angesetzt, so daß die absolute Höhe der Spaltungsreaktionen nicht direkt vergleichbar sind. Die einzelnen Messungen wurden im jeweiligen pH-Optimum vorgenommen.

Tabelle 1. Q_{10} -Werte für Spaltungsumsätze verschiedener Kohlenhydrate bei *Oniscus asellus*. Weitere Erklärungen siehe Abb. 2

	Saccharose	Cellobiose	Trehalose
5–15/15–25 °C	2,9 $\triangleright$ 2,4	2,2 $\triangleright$ 1,7	1,3 $\triangleright$ 1,1
10–20/20–30 °C	2,8 $\triangleright$ 2,2	1,7 $\triangleleft$ 1,9	1,2 $\triangleright$ 1,0

Tabelle 2. Q_{10} -Werte für die Spaltungsumsätze verschiedener Kohlenhydrate bei *Polydesmus angustus*. Weitere Erklärungen siehe Abb. 2

	Maltose	Cellobiose	Trehalose
5–15/15–25 °C	2,1 $\triangleleft$ 2,5	2,7 $\triangleright$ 1,9	2,2 $\triangleright$ 1,1
10–20/20–30 °C	2,2 $\triangleright$ 2,1	3,3 $\triangleright$ 3,0	2,6 $\triangleright$ 1,8

eines Buchenwaldes auch Temperaturen von 25 °C und darüber hinaus auftreten, weshalb wir die Verdauungsaktivität im Bereich zwischen 5 und 30 °C geprüft haben. Aus technischen Gründen mußten zwei Versuchsserien gefahren werden mit jeweils drei Temperaturen in 10 °C-Intervallen: 5–15–25 und 10–20–30 °C.

Für jede Meßreihe wurden Darmextrakte mehrerer Tiere benötigt; außerdem lagen die beiden Meßreihen für jedes Oligosaccharid zeitlich soweit auseinander, daß jeweils verschiedenes Extraktmaterial genommen werden mußte. Die Absolutwerte in Abb. 2 und 4 sind daher nur bedingt vergleichbar; sie geben lediglich die Größenunterschiede der Spaltungsaktivität wieder, die im Bereich der pH-Optima festgestellt wurden. Die drei Aktivitätswerte einer Meßreihe unterscheiden sich deutlich in ihrer Temperaturabhängigkeit. Die Q_{10} -Werte, die sich aus den Steigungen errechnen, sind in Tabelle 1 zusammengestellt.

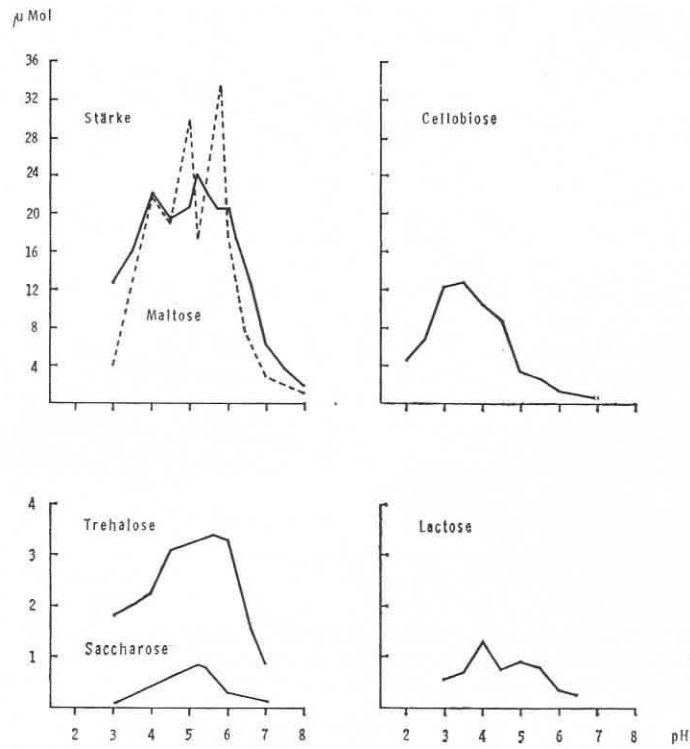


Abb. 3. Spaltung verschiedener Kohlenhydrate bei *Polydesmus angustus* in Abhängigkeit vom pH-Wert. Weitere Erklärungen siehe Abb. 1.

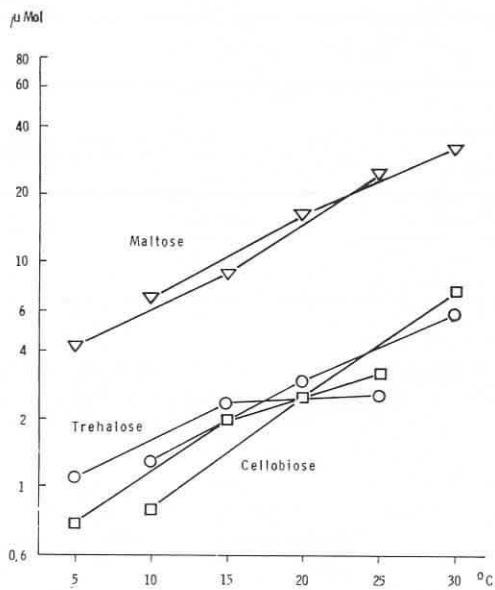


Abb. 4. Spaltung verschiedener Kohlenhydrate bei *Polydesmus angustus* in Abhängigkeit von der Temperatur. Weitere Erklärungen siehe Abb. 2.

Am stärksten reagierte die Saccharosespaltung auf Temperaturänderungen, am geringsten die Trehalosespaltung, woraus sich hier die Beziehung ableiten läßt: Je größer der mengenmäßige Umsatz, desto stärker ist die Temperaturabhängigkeit. Außerdem zeigte sich die Tendenz einer stärkeren Temperaturabhängigkeit der Enzymaktivität im unteren Temperaturbereich; d. h. mit steigender Temperatur nahm der Q_{10} ab.

3.2. *Polydesmus angustus*

3.2.1. *pH-Abhängigkeit der Verdauung (Abb. 3)*

Von den sechs angebotenen Disacchariden wurde lediglich Raffinose nicht verdaut. Die Spaltungsoptima lagen bei Trehalose und Saccharose im Bereich zwischen pH 5 und 6, für Cellobiose bei 3,5. Für Maltose und Lactose ergaben sich jeweils zwei Optima im Bereich von pH 5 und bei pH 4. Mengenmäßig war der Umsatz von Maltose am größten, gefolgt von Cellobiose, Trehalose, Lactose und Saccharose.

Von den angebotenen Polysacchariden wurde Stärke in erheblichem Umfang gespalten, wobei sich der Optimumbereich zwischen pH 5—5,8 mit dem der Maltose deckte, dem dimeren Spaltungsprodukt der Stärke; das Wirkungsspektrum reichte bei Stärke- wie Maltose-spaltung in den stark sauren Bereich bis pH 4.

Cellulose und CMC wurden in geringem Umfang ebenfalls gespalten. Das Optimum der Verdauungsreaktion lag bei pH 3,5 und entsprach dem des dimeren Spaltungsprodukts Cellobiose; allerdings wurden in 10 h maximal 0,4 μ Mol Glucose pro Darm freigesetzt. Die dünnschichtchromatographische Auftrennung von Pektin- und Xylan-Ansätzen erbrachte gerade noch nachweisbare Mengen von Galacturonsäure im Bereich um pH 4 und von Xylose bei pH 3,5 und 5. Die Anfärbekontraste reichten nicht aus, um exaktere Angaben zu machen.

3.2.2. *Temperatur-Abhängigkeit der Verdauung (Abb. 4)*

In gleicher Weise wie bei *Oniscus asellus* wurde die Abhängigkeit der Spaltungsreaktionen von Maltose, Cellobiose und Trehalose im pH-Optimum geprüft (Abb. 4). Die aus den Daten errechneten Q_{10} -Werte sind aus Tabelle 2 ersichtlich. Die bei *Oniscus asellus* festgestellte Tendenz, daß mit zunehmender Temperatur der Q_{10} sinkt, ließ sich auch hier erkennen.

4. Diskussion

4.1. *pH-Abhängigkeit der Verdauung*

Im allgemeinen zeigen die Kurven der freigesetzten Mengen an Glucose in Abhängigkeit vom pH eine angenäherte Glockenform, deren Optima zwischen pH 5 und 6 liegen. In einigen Fällen sind die Kurven mehrgipflig, was möglicherweise auf die Überlagerung der Aktivität mehrerer Enzyme zurückzuführen ist; es wurden ja stets Homogenisate ganzer Därme verwendet. Diese Wirkungsoptima liegen in dem pH-Bereich, der im Darm verschiedener Arthropoden festgestellt wurde. FLOREY (1970) betont zwar, daß das pH-Optimum aller bekannten Amylasen tierischer Herkunft zwischen 5,5 und 7,2 liegt, und nach WIGGLESWORTH (1966) weist der Insektendarm gewöhnlich einen pH von 6 bis 7 auf; gleichzeitig erwähnt er aber einen Darm-pH zwischen 4,8 und 5,2 für Schaben bei Kohlenhydratnahrung. Bei Dipterenlarven hat SINHA (1976) im Mitteldarm pH-Werte zwischen 2,8 und 3,6 festgestellt, allerdings im Zusammenhang mit Proteinabbau, und SCHMIDT-NIELSEN (1975) zitiert Autoren, die im gleichen Zusammenhang einen pH-Bereich von 1,5 bis 3,5 mit einem Optimum von 2,4 ermittelt haben bei Larven der Stubenfliege.

In ähnlich niedrigen pH-Bereichen bewegen sich die Wirkungsoptima der CMC-, Cellulose- und Cellobiosespaltung bei *Polydesmus angustus*. Es bleibt allerdings offen, ob es sich hier um körpereigene Enzyme oder solche von Symbionten handelt. Ein schwacher Nebengipfel der Cellulosespaltung bei pH 5,2 läßt die Möglichkeit erwägen, daß vielleicht im niedrigen pH-Bereich symbiontische, im höheren körpereigene Enzyme wirksam sind. LASKER & GIESE (1956) beschrieben beim Silberfischchen *Ctenolepisma lineata* eine Cellulase, deren

Wirkungsoptimum bei pH 4 und 5,6 liegt und die körpereigenen Ursprungs sein soll. Generell ist die Annahme erlaubt, daß der Mitteldarm Ort der Kohlenhydratverdauung ist (WIGGLESWORTH 1966).

4.2. Temperatur-Abhängigkeit der Verdauung

Enzymreaktionen unterliegen ebenso wie alle übrigen Stoffwechselercheinungen bei Poikilothermen dem direkten Einfluß der Umgebungstemperatur. Dennoch lassen zahlreiche Messungen verschiedener Parameter wie Sauerstoffverbrauch, Nahrungsaufnahme oder Lokomotion bei Bodentieren erkennen, daß erhebliche Unterschiede im Ausmaß der Reaktionen auf absolute Höhe und Unterschiede der Temperaturen vorliegen. Dies ist eines der wesentlichen Phänomene der Anpassung von Organismen an ihren Lebensraum. Die Untersuchungen zur Temperaturabhängigkeit wurden jeweils in zwei getrennten Versuchsreihen durchgeführt: Der erste Ansatz wurde bei 5–15–25 °C, der zweite bei 10–20–30 °C getestet. Dadurch sind die Q_{10} -Werte der Versuchsreihen nicht direkt vergleichbar. In 10 von 12 Fällen nimmt der Q_{10} im höheren Temperaturbereich ab; im jeweils niedrigeren Temperaturbereich reagieren die Enzyme empfindlicher, d. h. mit rascherer Zu- oder Abnahme ihrer Aktivität. Zwischen 5 und 20 °C liegt auch der Temperaturbereich, dem die Tiere in ihrem Lebensraum meist ausgesetzt sind; er wird nur für kurze Zeit unter- oder überschritten, und auch dann können sich Asseln und Diplopoden meist aktiv an Orte zurückziehen, die innerhalb dieses Bereichs liegen.

FLOREY (1970, S. 179) weist darauf hin, daß das Temperaturoptimum der Verdauung von der Inkubationszeit abhängig sein kann: Je länger die Inkubationszeit und je höher die Temperatur, desto mehr Enzym wird inaktiviert, wodurch sich das Optimum in den Bereich niedrigerer Temperatur verschiebt. Es ist also möglich, daß sich das Optimum bei einer Inkubationszeit, die der natürlichen Verweildauer der Nahrung im Darm von Bodentieren entspricht, in einen niedrigeren Temperaturbereich verlagert und damit die Q_{10} -Werte sinken, möglicherweise sogar unter eins. Temperaturen um 30 °C könnten bei Bodentieren bereits an der Grenze zum unphysiologischen Bereich liegen, in dem die labile Eiweißstruktur zunehmend denaturiert wird. Die niedrigen Umgebungs- und damit Körpertemperaturen sind neben der Schwerverdaulichkeit der Nahrung wahrscheinlich der Grund dafür, daß bei saprophagen Bodentieren die Nahrung allgemein sehr lange im Darm verweilt.

Nach Untersuchungen von WIESER (1965) stellt die Assel *Porcellio scaber* unterhalb 8 °C Nahrungsaufnahme und Proteinsynthese ein; der Grundumsatz sinkt auf ein Minimum, das zur Lebenserhaltung erforderlich ist. Dem entspricht bei unseren Tieren die starke Abnahme der Carbohydrasenaktivität im niedrigen Temperaturbereich. Beide von uns untersuchten Arten gehören ihrer Verbreitung und Phänologie nach eher zu den wärmeliebenden Vertretern in der mitteleuropäischen Bodenfauna, im Gegensatz zu einigen Collembolen, Milben und Insektenlarven, die auch im Bereich unter 5 °C noch voll aktiv sind. Andererseits ermöglicht die rasche Steigerung der Verdauungsaktivität und damit des Stoffwechsels bei zunehmender Temperatur die volle Ausnutzung der Nahrung und ihre optimale Umsetzung im Betriebs- und Baustoffwechsel bereits im niedrigen Temperaturbereich.

Im höheren Temperaturbereich zwischen 15 und 30 °C liegen die Q_{10} -Werte nur noch in vier Fällen oberhalb 2,1, in drei Fällen zwischen 2,1 und 1,9, dagegen in fünf Fällen unter 1,9. Die Enzymaktivität ändert sich im höheren Temperaturbereich in geringerem Maße. Temperaturen über 20 °C werden selten erreicht, so daß eine besondere Steigerung des Stoffwechsels in diesem Bereich keinen Selektionsvorteil bringt. Dies zeigt sich auch bei anderen Arten aus dem gleichen Biotop: MITTMANN (1976) stellte bei allen untersuchten sieben Oribatidenarten fest, daß trotz erheblicher Steigerung der Nahrungsaufnahme (C) bei Erhöhung der Temperatur von 10 auf 20 °C die Nahrungsverwertung oder Assimilationseffizienz (A/C) abnimmt.

Aus dem Rahmen fallen die Q_{10} -Werte für Trehalosespaltung bei *Oniscus asellus*, und auch bei *Polydesmus angustus* liegen zwei Werte deutlich unter dem Mittelbereich. Nun ist bei *Oniscus asellus* der Umsatz von Trehalose mengenmäßig sehr gering, gelangt aber durch die

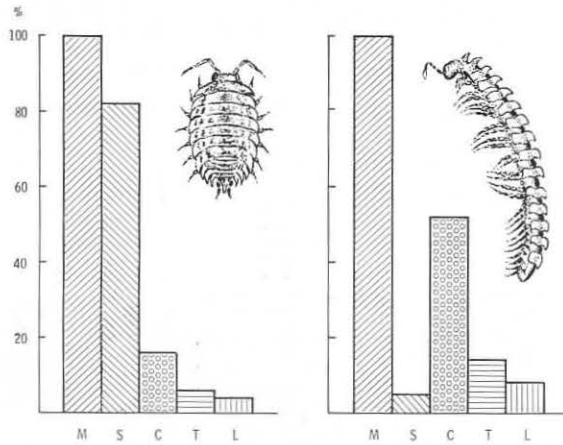


Abb. 5. Vergleich der relativen Spaltungsumsätze verschiedener Kohlenhydrate bei 25 °C für *Oniscus asellus* (links) und *Polydesmus angustus* (rechts). Maltose (M), Saccharose (S), Cellobiose (C), Trehalose (T), Lactose (L). Die Spaltungsaktivität von Maltose wurde gleich 100 gesetzt.

wesentlich stärkere Temperaturabhängigkeit der übrigen Enzymreaktionen im niedrigsten Temperaturbereich in eine durchaus mit diesen vergleichbare Größenordnung (Abb. 2). Die Anteile der einzelnen Enzyme am Gesamtumsatz verschieben sich mit der Änderung der Temperatur. Trehalose kommt besonders bei Pilzen als Speicherkohlenhydrat vor, und es ist denkbar, daß *Oniscus asellus* bei niedrigen Temperaturen entweder seine Nahrungswahl etwas umstellt oder aber aus der Mischnahrung aus Laub, Holz und den stets darin vorhandenen Pilzen vorwiegend letztere verdaut. Der prozentual größere Anteil der Pilznahrung bei der Deckung des Grundumsatzes böte den Vorteil, daß Pilze gegenüber Laub und Holz nicht nur den wesentlich höheren Gehalt an Proteinen, Fetten und Ca aufweisen und somit die ausgeglichene Nahrung darstellen, sondern daß Proteine der Mikroflora leichter verwertbar sind (MINDERMANN & DANIELS 1967). HARTENSTEIN (1964) hat *Oniscus asellus* mit Erfolg Pilzkulturen als Nahrung angeboten, und auch GERE (1963) berichtet, daß Isopoden pilzbefallenes Eichenlaub besser assimilieren als solches ohne Pilze.

4.3. Vergleich der Enzymausstattung und ihrer Aktivität

4.3.1. Zur Carbohydrasen-Ausstattung der beiden untersuchten Arten

Sowohl bei *Oniscus asellus* wie *Polydesmus angustus* war der Umsatz von Maltose am stärksten; er erreichte bei erster Art maximal $8\mu\text{Mol}$, bei letzter $24\mu\text{Mol}$ pro Darm und Stunde, wobei die unterschiedliche Körpergröße zu beachten ist. Setzt man zur besseren Vergleichbarkeit die Maltosespaltung gleich 100, dann ergibt sich folgendes Bild (Abb. 5): Bei *Oniscus asellus* erreicht die Saccharosespaltung nahezu die gleiche Höhe wie die der Maltose, daneben treten die anderen Enzymreaktionen deutlich zurück. Bei *Polydesmus* tritt die Saccharosespaltung ganz zurück hinter die Verdauung von Cellobiose, Trehalose und Lactose, die rund 50, 15 und 8 % der Maltose erreichen. Diese Angaben gelten für die Untersuchungstemperatur von 25 °C; bei anderen Temperaturen kann sich dieses Bild infolge der unterschiedlichen Q_{10} -Werte für die einzelnen Enzymreaktionen mehr oder weniger stark verschieben, wie in Kap. 4.2. diskutiert.

In jedem Fall stellt die Stärke das hauptsächliche und primäre Polysaccharid dar, das ausgewertet wird. Die Spaltungsumsätze für Stärke liegen sogar noch über denen der nachgeordneten Maltosespaltung. Die übrigen angebotenen Polysaccharide wurden von *Oniscus asellus* überhaupt nicht hydrolysiert. *Polydesmus angustus* konnte CMC und Cellulose in geringem Maße hydrolysieren, allerdings übertrifft die Leistungsfähigkeit der nachgeordneten

Tabelle 3. Spaltung verschiedener Kohlenhydrate bei Asseln und Diplopoden. Die Angaben für *Oniscus asellus* und *Polydesmus angustus* entstammen der vorliegenden Untersuchung, die übrigen der Arbeit von NIELSEN (1962)

	Isopoda		Diplopoda			
	<i>Oniscus asellus</i>	<i>Porcellio scaber</i>	<i>Polydesmus angustus</i>	<i>Polydesmus denticulatus</i>	<i>Cylindroiulus silvarum</i>	<i>Glomeris marginatus</i>
α -Glucoside						
Maltose	+	+	+	•	+	+
Saccharose	+	+	+	•	+	+
Trehalose	+	+	+	•	+	+
β -Glucosid						
Cellobiose	+	+	+	•	+	+
α -Galactosid						
Raffinose	—	+	—	•	+	+
β -Galactosid						
Lactose	+	+	+	•	+	+
Polysaccharide						
Stärke	+	+	+	•	+	+
Cellulose	—	—	(+)	(+)	—	—
CMC	—	•	+	•	•	•
Xylan	—	—	+	+	?	—
Pektin	—	—	+	+	—	—

+ = Spaltung vorhanden, (+) Spaltung sehr schwach, ? = Spaltung nicht eindeutig nachgewiesen bzw. Messungen widersprüchlich, — = Spaltung fehlt, • = nicht untersucht.

Cellobiosespaltung diejenige dieser Polysaccharide um zwei Zehnerpotenzen. Er vermag außerdem in geringem Umfang die Hemicellulose Xylan und Pektin zu verdauen, wodurch sich das Enzymspektrum gegenüber *Oniscus asellus* beträchtlich erweitert. Ein Vergleich mit den Daten, die NIELSEN (1962) für *Porcellio scaber* und *Polydesmus denticulatus* mitteilt, zeigt, daß dies offenbar auch für den engeren Verwandtschaftskreis der Arten gilt (Tabelle 3).

4.3.2. Zur Carbohydrasen-Ausstattung der Isopoden und Diplopoden

Außer der Art aus der Gruppe Polydesmoidea hat NIELSEN (1962) je eine Diplopoden-Art der Juliformia und Glomeridia untersucht. Aus diesen Angaben und unseren Werten ergibt sich ein recht einheitliches Bild der Carbohydrasen-Ausstattung der Asseln und Diplopoden (Tab. 3): Von den Disacchariden werden alle untersuchten α -Glucoside gespalten, Maltose, Saccharose, Trehalose, ebenso das aus Maltoseeinheiten aufgebaute Polysaccharid Stärke, zumeist mit erheblichen Umsätzen. Mit Stärke und Saccharose sind den Tieren die häufigsten pflanzlichen Speicherkohlenhydrate überhaupt und mit Trehalose das Reservekohlenhydrat der Pilze, insbesondere ihrer Sporen verfügbar. Auch das β -Glucosid Cellobiose wird von allen untersuchten Asseln und Diplopoden verdaut, das zugehörige Polysaccharid Cellulose oder CMC jedoch nur in geringem Umfang oder gar nicht. Allerdings dürfte über symbiotische oder freilebende Mikroorganismen indirekt auch die Cellulose als Nahrungsquelle zugänglich sein. Bei den im Lebensraum seltener oder überhaupt nicht vorkommenden α - und β -Galactosiden Raffinose und Lactose ist das Bild uneinheitlich: Die von NIELSEN (1962) untersuchten Tiere konnten beide Substrate verwerten, während wir nur bei Lactose, nicht bei Raffinose Spaltungsprodukte bekamen. Auch wenn beispielsweise Lactose in der Nahrung von

Asseln und Diplopoden kaum eine Rolle spielen dürfte, sind diese Befunde insofern von Bedeutung, als die meisten Enzyme nicht substrat-, sondern bindungsspezifisch arbeiten und somit die Lactosespaltung das Vorhandensein einer β -Galactosidase anzeigt. Die Polysaccharide Xylan und Pektin wurden von den beiden *Polydesmus*-Arten verdaut, alle anderen konnten diese Verbindungen nicht angreifen.

Isopoden und Diplopoden gehören zu den Saprophagen, die vom pflanzlichen Bestandesabfall leben. Dabei greifen sie, wie Futterwahlversuche zeigen, Laub und Holz direkt an (DUNGER 1962, BECK & BRESTOWSKY 1980). In den meisten Fällen nehmen sie dabei Bakterien und vor allem Pilze mit auf, die auf dem pflanzlichen Bestandesabfall im Boden beinahe allgegenwärtig sind. Die vielfältige Carbohydrasen-Ausstattung entspricht dieser Nahrung, die ganz überwiegend Kohlenhydrate enthält. Allerdings weist schon NIELSEN (1962) darauf hin, daß das experimentell ermittelte Carbohydrasen-Spektrum nur die theoretischen Möglichkeiten der Nahrungsverwertung aufzeigt; wieweit sie unter natürlichen Bedingungen verwirklicht werden, bleibt offen.

4.3.3. Zur Carbohydrasen-Ausstattung anderer saprophager Bodentiere und ihrer ökologischen Bedeutung

Untersuchungen an anderen bodenbewohnenden Saprophagen wie Oligochaeten, Gastropoden und Dipterenlarven (NIELSEN 1962), Collembolen (ZINKLER 1969) sowie Oribatiden (LUXTON 1972, ZINKLER 1972), ergeben — soweit jeweils das ganze Substratspektrum an Oligo- und Polysacchariden getestet wurde — eine vergleichbar reiche Ausstattung an Carbohydrasen: Stärke, Maltose und Saccharose werden von nahezu allen Tieren verarbeitet, ebenso Cellobiose. Die Hydrolyse von Cellulose, CMC, Xylan und Pektin gelingt in größerem Umfang nur Schnecken, einigen Dipterenlarven, den Polydesmiden unter den Diplopoden und einem Teil der Oribatiden-Arten. Bei letzten deutet sich ein direkter Zusammenhang mit der Spezialisierung der Nahrungswahl an: Diejenigen Oribatiden-Arten, die Cellulose und Hemicellulosen nicht angreifen, sind als ausgesprochene Mikrophytenfresser einzustufen, ebenso wie die Collembolen-Art *Tomocerus flavescens*; im Gegensatz zu den Oribatiden kann letzte auch Cellobiose nicht verarbeiten. Weniger deutlich wird diese Spezialisierung bei der Fähigkeit zur Trehalosespaltung, die außer sämtlichen Mikrophytenfressern auch vielen anderen Arten eigen ist. Sie fehlt, soweit bisher untersucht, nur den Regenwürmern und bei den Oribatiden zwei Makrophytenfressern. Allerdings hat ZINKLER (1972) im Gegensatz zu LUXTON (1972) bei einer dieser beiden Arten, *Steganacarus magnus*, ebenso wie bei *Phitiracarus piger* schwachen Trehaloseabbau festgestellt.

Im engen, ernährungsphysiologischen Sinne sind nur solche Organismen als Primärzersetzer einzustufen, die organische Substanz nicht nur mechanisch zerkleinern, sondern ihre Struktur auch enzymatisch aufspalten können. NIELSEN (1972) ist daher der Auffassung, daß Primärzersetzung weitgehend Sache der Mikroflora ist; aus der Fauna rechnet er nur Schnecken, einige Dipterenlarven und möglicherweise Protozoen dazu; nach unserem heutigen Wissensstand kommen noch einige Oribatiden-Arten hinzu; sie können alle mittels körpereigener Enzyme Strukturpolysaccharide spalten.

Im weiteren Sinne sind aber auch diejenigen Tiere als Primärzersetzer anzusehen, die die Fähigkeit von Mikroorganismen zur Spaltung von Strukturpolysacchariden ausnützen. Die ist auf dreierlei Weise möglich: 1. Cellulosespaltung vor der Nahrungsaufnahme durch freilebende Mikroorganismen, 2. im Darm durch extrazelluläre Cellulasen, die von Bakterien herrühren und 3. im Darm durch intrazelluläre Cellulasen von Bakterien oder Protozoen, wobei anschließend die Mikroorganismen selbst verdaut werden. Alle drei Möglichkeiten dürften verwirklicht sein: Nach NIELSEN (1962) sind Hydrolasen für pflanzliche Strukturpolysaccharide im Boden weitverbreitet; die zweite Möglichkeit stellt nur eine Modifikation der ersten dar, und die letzte liegt nach den Befunden von REYES & TIEDJE (1976) wahrscheinlich bei der Assel *Tracheoniscus rathkei* vor, die ebenfalls in Laubstreu lebt: Bei Fütterung nahm die Bakterienkonzentration in der Blattnahrung über Darminhalt zu Faeces zu, in Hungerphasen dagegen wurden Bakterien verdaut. Im Darm der Wüstenassel *Hemi-*

lepidus cristatus, die mit *Porcellio* nahe verwandt ist, wird Cellulose durch Myxobakterien und Aktinomyceten in erheblichem Umfang abgebaut: KOZLOVSKAJA & STRIGANOVA (1977) stellten fest, daß sich die Zahl der Mikroorganismen in Streu: Darminhalt: Faeces wie 1: 29: 13 verhält und der Cellulosegehalt von 38 % in der Nahrung auf 11 % in den Faeces vermindert wird. Auch pektinabbauende Mikroorganismen waren in Darm und Faeces zwanzigmal zahlreicher als in der Nahrung.

Der Übergang zwischen Tieren, die als Primärersetzer Strukturpolysaccharide selbst abbauen oder dazu Hilfe von Mikroorganismen in Anspruch nehmen, ist fließend. So sind *Polydesmus*-Arten dank ihrer Fähigkeit zum Abbau von Hemicellulosen und Pektin weitgehend Primärersetzer im engeren Sinne, aber die weitaus stärkere Cellobiasen-Aktivität zeigt, daß sie offensichtlich auch am Celluloseabbau durch Mikroorganismen teilhaben. KOZLOVSKAJA & STRIGANOVA (1977) nehmen das gleiche auch für Asseln, Schnecken, Termiten und gewisse Käferlarven an, wobei die beiden letzten Gruppen mehr in wärmeren Ländern und bei der Holzzersetzung eine Rolle spielen.

Uneinheitlich ist das Bild bei den Galactosiden: Ein Teil der untersuchten Arten von Oribatiden, Collembolen, Isopoden und Diplopoden vermag Raffinose und Lactose zu spalten, ohne daß eine Korrelation zur Nahrungswahl feststellbar ist. Die Tatsache, daß einzelne Arten α -Galactosidase, andere β -Galactosidase, wieder andere beide oder gar keine besitzen, stellen zusammen mit den übrigen festgestellten Differenzierungen in der Enzymausstattung eine durchaus vernünftige Anpassung an das verhältnismäßig wenig differenzierte Nahrungsangebot am Boden dar: Die Aufgabe des biologischen Abbaus pflanzlichen Bestandesabfalls innerhalb der Stoffkreisläufe des Ökosystems ist die, Nährstoffe zu den Primärproduzenten zurückzuführen; diese Funktion wird am besten erfüllt, je weniger Verlust dabei auftritt. Hier wird die Bedeutung der Artenvielfalt der Bodenflora und -fauna generell und speziell in ihren enzymatischen Abbauleistungen sichtbar: Erst durch sie wird eine möglichst vollständige Ausnutzung der vorhandenen chemischen Verbindungen gewährleistet, auch wenn diese teilweise nur in sehr geringen Mengen vorkommen. Andererseits stellt die Differenzierung der Enzymausstattung eine der Möglichkeiten für Bodentiere dar, eigene ökologische Nischen aufzutun, und trägt mit zur Erklärung der Tatsache bei, daß auch in einfach strukturierten Ökosystemen wie einem mitteleuropäischen Buchenwald eine erstaunliche Fülle von saprophagen Bodentieren lebt.

5. Zusammenfassung · Summary

Darmextrakte der untersuchten Tiere wurden mit einer Reihe von Oligo- und Polysacchariden inkubiert. Die entstandenen Monosaccharide wurden photometrisch (Glucose) oder dünn-schicht-chromatographisch nachgewiesen und die in Abhängigkeit von pH und Temperatur gebildete Menge ermittelt.

Das Spektrum an disaccharid-spaltenden Carbohydrasen entspricht weitgehend dem der bisher untersuchten Saprophagen. Von den Polysacchariden kann *Oniscus asellus* nur Stärke, *Polydesmus angustus*, außerdem noch Cellulose, Hemicellulosen und Pektin hydrolysieren. Im engeren, ernährungsphysiologischen Sinn ist somit nur letzte Art als Primärersetzer einzustufen.

Temperaturabhängigkeit der Enzymreaktionen, Carbohydrasenausstattung und Umsatzleistung der Enzyme werden mit den bisher bekannten Befunden verglichen und abschließend wird ihre Bedeutung für den Streuabbau diskutiert.

Utilisation of carbohydrates by *Oniscus asellus* (Isopoda) and *Polydesmus angustus* (Diplopoda)

Gut extracts of various arthropods were incubated with different oligo- and polysaccharides. After hydrolysis the different monosaccharides were analysed photometrically (glucose) or by thin-layer chromatography. The quantity of the monosaccharides was assessed with regard to temperature and pH values.

The spectrum of disaccharide-splitting carbohydases is comparable to that of other known saprophages. Among the polysaccharides only starch was hydrolysed by *Oniscus asellus*, whereas cellulose, hemicelluloses and pectin were also hydrolysed by *Polydesmus angustus*. Thus, only the latter species is considered to be a primary decomposer based on the physiology of digestion.

The temperature dependence of the enzymatic reactions, the qualitative analysis of carbohydases and the efficiency of the enzymes are compared with data in the literature. The final discussion centres on the importance of these factors in leaf litter decomposition.

6. Literatur

- BECK, L., & E. BRESTOWSKY, 1980. Auswahl und Verwertung verschiedener Falllaubarten durch *Oniscus asellus* (Isopoda). *Pedobiologia* **20**, 428—441.
- DUNGER, W., 1962. Methoden zur vergleichenden Auswertung von Fütterungsversuchen in der Bodenbiologie. Abhd. Ber. Naturkundemus. Görlitz, **37**, 143—162.
- FLOREY, E., 1970. Lehrbuch der Tierphysiologie. G. Thieme, Stuttgart, 574 S.
- GERE, G., 1963. Über einige Faktoren des Streuabbaus. In: DOEKSEN, J., & J. VAN DER DRIFT (eds.): *Soil Organisms*. North Holland Publ., Amsterdam, 67—75.
- HARTENSTEIN, R., 1964. Feeding, digestion, glycogen and the digestive system in *Oniscus asellus*. *J. Insekt Physiol.* **10**, 611—621.
- KOZLOVSKAJA, L. S., and B. R. STRIGANOVA, 1977. Food, digestion and assimilation in desert woodlice and their relations to the soil microflora. In: LOHM, U., & T. PERSSON, (eds.): *Soil Organisms as Components of Ecosystems*. Proc. 6th. Int. Coll. Soil Zool., Ecol. Bull. (Stockholm) **25**, 240—245.
- LASKER, R., & A. C. GIESE, 1956. Cellulose digestion by the silverfish *Ctenolepisma lineata*. *J. Exper. Biol.* **33**, 542—553.
- LUTON, M., 1972. Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil. *Pedobiologia* **12**, 434—463.
- MINDERMANN, G., & L. DANIELS, 1967. Colonisation of newly fallen leaves by microorganisms. In: GRAFF, O., & J. E. SATCHELL (eds.): *Progress in soil biology*. North Holland Publ., Amsterdam, 3—9.
- MITTMANN, H.-W., 1976. Jahresverlauf der Besiedlung eines Buchenwaldbodens durch Kleinarthropoden und der Anteil einzelner Ernährungstypen an der Streuzersetzung. Diplomarbeit Bochum, 71 S.
- NIELSEN, C. O., 1962. Carbohydrases in soil and litter Invertebrates. *Oikos*, **13**, 200—215.
- REYES, V. G., & J. M. TIEDJE, 1976. Ecology of the gut microbiota of *Tracheoniscus rathkei* (Crustacea, Isopoda). *Pedobiologia* **16**, 67—74.
- SCHMIDT-NIELSEN, K., 1975. *Animal Physiology. Adaptation and Environment*. Cambridge University Press, London, 699 S.
- SINHA, M., 1976. Invertase Activity in the midgut of *Sarcophaga ruficornis* and *Musca domestica* (Diptera, Insecta). *Experientia* **32**, 341—343.
- WENZL, H., 1969. Spaltung von Kohlenhydraten durch die Enzyme des Mitteldarms von *Calliphora erythrocephala*. *Z. vergl. Physiol.* **62**, 167—182.
- WIESER, W., 1965. Untersuchungen über die Ernährung und den Gesamtstoffwechsel von *Porcellio scaber* (Crustacea, Isopoda). *Pedobiologia* **5**, 304—331.
- WIGGLESWORTH, V. B., 1966. *Insect Physiology*. Methuen, London, 134 S.
- WITTICH, W., 1943. Untersuchungen über den Verlauf der Streuzersetzung auf einem Boden mit Mullzustand II. *Forstarchiv* **19**, 1—18.
- ZINKLER, D., 1969. Vergleichende Untersuchungen zum Wirkungsspektrum der Carbohydrasen von Collembolen (Apterygota). *Verh. Dtsch. Zool. Ges. (Innsbruck 1968)* 640—644.
- ZINKLER, D., 1971. Carbohydrasen streubewohnender Collembolen und Oribatiden. In: *Organismes du sol et production primaire*. I.N.R.A. Publ. 71—7, Paris, 329—334.
- ZINKLER, D., 1972. Vergleichende Untersuchungen zum Wirkungsspektrum der Carbohydrasen laubstrebewohnender Oribatiden. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1972, 149—153.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. LUDWIG BECK and Dipl. Biol. BERND FRIEBE, Landessammlungen für Naturkunde, Postfach 4045, Erbprinzenstraße 13, D - 7500 Karlsruhe 1.